Труды Зоологического института РАН
Том 319, № 3, 2015, с. 401–417



УДК 599.324.2

СПЕЦИФИКА И ПУТИ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ ЧЕЛЮСТНОЙ МУСКУЛУТУРЫ У *LAONASTES AENIGMAMUS* И *CTENODACTYLUS GUNDI* (CTENODACTYLOIDEA, RODENTIA)

Е.Г. Потапова

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Ленинский пр. 33, 119071 Москва, Россия; e-mail: lena-potapova@yandex.ru

РЕЗЮМЕ

Сравнение гунди (*Ctenodactylus gundi*) и лаонастеса (*Laonastes aenigmamus*) с другими грызунами показало, что план строения их челюстного аппарата (включая и челюстную мускулатуру) наиболее соответствует таковому гистрикогнатных грызунов, хотя и обладает ярко выраженной спецификой. У гунди его можно рассматривать как особый, высоко специализированный вариант данного типа, у лаонастеса – как пример генерализованного, базового для Ctenohystrica варианта. В его конструкции сочетаются черты, характерные не только для гистрикогнатных, но и для сциурогнатных грызунов, которые могли быть присущи предкам этой клады. Для жевания оба вида используют перетирание, которое требует дифференциации мышц на вертикальную и горизонтальную составляющие. У рассмотренных форм она реализована по-разному: у гунди – за счет изменения наклона целых мускулов, а у лаонастеса – за счет отдельных частей каждого из них. У гунди она связана с упрощением внутренней структуры массетера и крыловидного мускула, а у лаонастеса, наоборот, – с ее усложнением. Гомологичные элементы у этих видов могут участвовать в создании по-разному направленных усилий, и наоборот. Обосновывается, что у гунди преобразования челюстного аппарата были связаны не только с пищевой специализацией, но и с адаптациями слухового и зрительного анализаторов. У лаонастеса строение данной системы существенных адаптивных изменений не претерпело.

Ключевые слова: морфологическая специализация, челюстной аппарат, челюстная мускулатура, *Ctenodactylus, Laonastes*

SPECIFICITY AND EVOLUTIONARY TRANSFORMATION OF JAW MUSCULATURE IN *LAONASTES AENIGMAMUS* AND *CTENODACTYLUS GUNDI* (CTENODACTYLOIDEA, RODENTIA)

E.G. Potapova

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Leninskiy Pr. 33, 119071 Moscow, Russia; e-mail: lena-potapova@yandex.ru

ABSTRACT

Comparison of the gundi (*Ctenodactylus gundi*) and the Laotian rock rat (*Laonastes aenigmamus*) with other rodents showed that the structural type of their jaw apparatus (including also masticatory muscle architecture) most closely corresponds to that of the hystricognathous rodents, despite its pronounced specificity. In the gundi its construction might be considered as an example of the advanced, highly specialized variant of this type, in the Laotian rock rat – as its generalized, basic for Ctenohystrica variant. In its design not only hystricognathous but also sciurognathous characters are combined, which could be inherent in ancestors of this clade. The both species use chewing associated with anteroposterior movements of the mandible. It requires differentiation of muscles into

vertical and horizontal components. In the considered forms this differentiation is realized in different ways: in the gundi – by the change of an obliquity of the whole muscles, and in *Laonastes* – by the inclination of separate parts of each of them. In the gundi it is connected with simplification of internal structure of the masseter and temporal muscles, and in the Laotian rock rat, on the contrary – by its complication. Homologous elements of the masticatory muscles in these species can create differently directed efforts, and vice versa. It was showed that evolutionary transformation of the jaw apparatus in the gundi was connected not only with food specialization, but also with adaptations of acoustical and visual analyzers. In the Laotian rock rat the structure of this system didn't undergo essential adaptive changes.

Key words: morphological specialization, jaw apparatus, masticatory muscles, *Ctenodactylus*, *Laonastes*

ВВЕДЕНИЕ

Открытая в 2005 г. лаосская скальная крыса *Laonastes aenigmamus* Jenkins et al., 2005 была описана как представитель нового для науки семейства Laonastidae Jenkins et al., 2005 (Jenkins et al. 2005). Впоследствии вид был признан «живым ископаемым» – единственным дожившим до современности представителем семейства Diatomyidae Mein et Ginsburg, 1997 (Dawson et al. 2006), считавшегося вымершим около 11 млн. лет назад. Первоначально на основании морфологических и молекулярно-генетических данных было высказано осторожное предположение, что из современных грызунов *Laonastes* Jenkins et al., 2005 наиболее близок к одной из групп Hystricognathi Tullberg, 1899 – семейству Petromuridae Tullberg, 1899 (Jenkins et al. 2005). Последующие молекулярно-генетические исследования на ядерных генах (Huchon et al. 2007) выявили его сестринские отношения с семейством Ctenodactylidae Gervais, 1853, хотя морфологически *Laonastes* существенно отличается от современных представителей этого семейства и больше похож на генерализованных Hystricognathi (например, *Proechimys* Allen, 1899). Предполагаемое время расхождения семейств Diatomyidae и Ctenodactylidae – ранний-средний эоцен (Dawson et al. 2006; Huchon et al. 2007). Обе группы: Ctenodactyloidea (Ctenodactylidae + Diatomyidae) и Hystricognathi образуют единую кладу Ctenohystrica Huchon et al., 2007 (Huchon et al. 2007; Blanga-Kanfi et al. 2009; Churakov et al. 2010).

В связи с несоответствием молекулярно-генетического и морфологического сходства *Laonastes* с названными группами грызунов, в последующих исследованиях этого рода поиск морфологического подтверждения молекулярно генетической гипотезы занимал важное место и часто был основным (Hautier and Saksiri 2009; Hautier et al. 2011; Herrel et al. 2011, 2012; Potapova 2011; Жеребцова и Давыдова [Zherebtsova and Davydova] 2011; Scopin et al. 2011; Zherebtsova et al. 2011; Zherebtsova 2012; Gambaryan et al. 2013; Gambaryan and Zherebtsova 2014). При изучении челюстного аппарата у рассматриваемых форм (Hautier and Saksiri 2009; Hautier 2010; Hautier et al. 2011; Hautier et al. 2012; Cox et al. 2013), помимо сравнительно-морфологической и филогенетической оценок результатов, внимание исследователей было сосредоточено на влиянии экологических факторов (образа жизни, предпочитаемых местообитаний, пищевой специализации) на развитие данной морфофункциональной системы. В недавних работах по челюстной мускулатуре (Hautier and Saksiri 2009; Hautier 2010) важное место заняла проверка гипотезы об определяющей роли одной из частей массетера (pars reflexa) в становлении гистрикогнатии, так и не получившей своего подтверждения. При обсуждении этой проблемы авторы исходят из признания челюсти *Laonastes* и Ctenodactylidae сциурогнатной, что, на мой взгляд, не соответствует сути ее конструкции в этих группах (Потапова [Potapova] 2014, 2015). Описание мышц было выполнено без детального изучения их внутренней дифференцировки, поэтому ряд особенностей челюстных мышц, важных для филогенетических и адаптивных интерпретаций, не нашел отражения в этих работах.

Цель данного исследования – основываясь на признании единства происхождения семейств Ctenodactylidae и Diatomyidae, провести детальный сравнительный анализ челюстной мускулатуры у *Laonastes aenigmamus* и *Ctenodactylus gundi* (Rothmann, 1776), выявить ее морфологическую

специфику, оценить уровень и направление ее специализации, а также рассмотреть адаптивную и морфогенетическую составляющие ее развития в этих таксонах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследована челюстная мускулатура у *Laonastes aenigmatus* (1 экз., ЗИН 99496) и *Ctenodactylus gundi* (1 экз., ЗИН 6641) из коллекции Зоологического института РАН (ЗИН, Санкт-Петербург). Послойная препаровка проведена с использованием бинокулярного стереомикроскопа Leica MZ7.5. Изображения мышц нанесены на рисунки черепа с нижней челюстью, выполненные по фотографиям. Внутреннюю структуру челюстных мышц оценивали на основе анализа их апоневротического каркаса, строение которого определяет характер дифференцировки мышц и может служит основой для идентификации и гомологизации их частей и порций. За основу принята схема дифференцировки челюстных мышц и номенклатура их частей и апоневрозов, предложенные для хомяков (Воронцов [Vorontsov] 1982), с изменениями.

Для сравнения использованы оригинальные и литературные данные по сциурогнатным грызунам: со сциуроморфным (Howell 1932; Ball and Roth 1995; Thorington and Darrow 1996), глироморфным (Яхонтов и Потапова [Yachontov and Potapova] 1993; Россолимо и др. 2001), миоморфным (Howell 1926; Rinker and Hooper 1950; Rinker 1954; Reppening 1968; Потапова [Potapova] 1993; Воронцов [Vorontsov] 1982; Павлинов и др. [Pavlinov et al.] 1990) и гистрикоморфным (Klingener 1964; Потапова [Potapova] 1979; Гамбарян и др. [Gambaryan et al.] 1980; Offermans and de Vree 1989) строением массетера, а также литературные данные по гистрикогнатным грызунам (Parsons 1894; Tullberg 1899; Woods 1972; Woods and Howland 1979; Woods and Hermanson 1985; Hautier and Saksiri 2009; Hautier 2010).

Общие сведения о дифференцировке челюстных мышц. Челюстная мускулатура млекопитающих представлена пятью парными мышцами и одной непарной : поперечным мускулом, musculus transversus manbibulae, который укрепляет симфиз. Депрессора, характерного для других тетрапод, у млекопитающих нет. Роль абдуктора (опускающего челюсть) выполняет двубрюшный мускул, m. digastricus, который является дериватом мускулатуры гиоидной дуги. У грызунов выделяют два варианта его конструкции: сциуроморфный и гистрикоморфный. Для первого характерно смыкание друг с другом передних брюшек, их разделение с задними брюшками и наличие сухожильной арки, связывающей задние брюшки с подъязычным аппаратом (Parsons 1894; Sivaram and Sharma 1965, 1970). Второму (гистрикоморфному) варианту конструкции свойственно полное расчленение передних брюшек, которые строго не обособлены от задних, и отсутствие арки. Первый вариант чаще встречается у грызунов со сциурогнатной челюстью, второй – с гистрикогнатной, однако эта связь не является абсолютной (Rinker 1954; Воронцов [Vorontsov] 1982).

Наружный крыловидный мускул, m. pterygoideus externus, который идет от алисфеноида к основанию сочленовной головки нижней челюсти, оттягивает ее вперед или вниз (в зависимости от конструктивных особенностей челюсти) и может обеспечивать ее продольное скольжение или снижать нагрузки на сустав, возникающие при жевании.

Аддукторы (мыщцы, приводящие челюсть) представлены ретрактором, который при закрывании рта тянет челюсть назад (височным мускулом, m. temporalis), и двумя протракторами, которые при этом тянут ее вперед [жевательным (m. masseter) и внутренним крыловидным (m. pterygoideus internus) мускулами]. Височный мускул – производный от типичного аддуктора низших тетрапод – исходно крепится на мозговой коробке. Предполагается, что массетер сформировался при расширении m. temporalis вперед (на скуловую дугу). Нечеткость разделения этих мышц порождает сложности в атрибуции их пограничных элементов. В процессе адаптивной радиации грызунов происходило дальнейшее продвижение массетера вперед по скуловой дуге и выход его на боковую поверхность рострума. В зависимости от того, с какой стороны скуловой дуги осуществлялся этот выход, сформировались несколько вариантов массетера: если только изнутри дуги – гистрикоморфный, только снаружи – сциуроморфный, с обеих сторон – глироморфный и миоморфный (подробнее: Потапова [Potapova] 2014). Внутренняя структурированность массетера каждого типа имеет свои особенности.

Картина дифференцировки аддукторов (наличие, степень обособленности и взаимосвязь

отдельных элементов их внутренней структуры) определяется спецификой строения костной основы челюстного аппарата и функциональными особенностями жевания. В разных группах эта картина различна. Элементы структуры, хорошо различимые в одних группах, в других представлены как единое целое. Все это привело к широкому разнообразию предложенных схем дифференцировки аддукторов и даже породило мнение о принципиальной невозможности достоверного сравнения элементов мышцы в разных группах грызунов (Klingener 1964).

Выбор исследователями схемы дифференциации челюстных мышц зависит от разного понимания ее природы и реальной картины структурированности мышц в исследуемой группе. Некоторые авторы рассматривают обособленные части массетера как самостоятельные мышцы (например, m. zygomaticomandibularis и m. maxillomandibularis), причем в разных схемах эти названия использованы для обозначения разных структур: первое может относиться ко всей медиальной порции массетера или только к одной из его частей (передней или задней), второе – только к передней части. Из-за отсутствия четкого разграничения мускулов или их частей возникают затруднения с атрибуцией пограничных элементов. Например, обособленную мышечную головку у *Ctenodactylus*, расположенную в зоне контакта височного и жевательного мускула у заднего корня скуловой дуги, рассматривали как заднюю часть медиальной порции массетера, как элемент передней части этой же порции, как часть височного мускула (Tullberg 1899; Landry 1957, 1999; Hautier 2010).

В данной работе в основе описания мышц лежит представление об их перистой структуре. Перистость обеспечивает оптимальную упаковку мышечных волокон в предоставляемом для мышц пространстве головы и создает видимую раздробленность челюстных мышц на отдельные элементы. Основу перистости составляет система апоневрозов – плоских сухожилий, образованных из сухожильных нитей отдельных мышечных волокон. Апоневрозы – это функциональные и структурные единицы перистого мускула. То, что принимается за порцию или ее часть, по сути дела, представляет собой отдельное перо или объединение нескольких перьев, различающихся направлением. Характер объединения перистых структур и степень их обособленности могут быть различными, в связи с чем в разных группах наблюдается разное видимое разделение мышц на части. Строение апоневротического остова не только определяет характер дифференцировки челюстной мускулатуры, но и позволяет косвенно судить о направлении действия сил сокращения той или иной части и порции мышцы. Поскольку основу перистости составляет система апоневрозов, оправдано использовать их для гомологизации частей и порций мышц. Элементы перистой структуры аддукторов, как правило, организованы в виде мышечных слоев, которые можно рассматривать как порции мышц. Передние и задние волокна каждого слоя могут иметь разный наклон. В этом случае они рассматриваются как передняя и задняя части соответствующей порции.

Согласно выбранной схеме (Воронцов [Vorontsov] 1982) в составе височного мускула (m. temporalis) выделяют три части: поверхностную (m. temporalis superficialis – Ts), основную глубокую (m. temporalis profundus – Tp) и глазничную (m. temporalis orbitalis – To). В составе жевательного мускула (m. masseter) выделяют три порции, соответствующие трем его слоям: поверхностную (m. masseter superficialis – Ms), боковую (m. masseter lateralis – Ml) и медиальную (m. masseter medialis – Mm), каждая из которых может подразделяться на переднюю и заднюю части (боковая на m. masseter lateralis anterior – Mla и m. masseter lateralis posterior – Mlp, внутренняя на m. masseter medialis anterior – Mma и m. masseter medialis posterior – Mmp). При усложненной конструкции этих частей в их составе выделяют дополнительные элементы: например, инфраорбитальную (pars infraorbitalis) и скуловую (pars zygomaticus) головки в составе передней части медиальной порции массетера, или поверхностную (pars superficialis) и глубокую (pars profundus) части в составе задней части боковой порции, или pars anterior и pars reflexa в составе поверхностной порции. В составе внутреннего крыловидного мускула (m. pterygoideus internus) выделяют две части: вентральную (m. pterygoideus internus pars ventralis) с двумя головками: поверхностной, m. pterygoideus internus pars ventralis superficialis – Ptiv и глубокой (промежуточной), m. pterygoideus internus pars ventralis intermedius – Ptii и дорсальную, m. pterygoideus internus pars dorsalis – Ptid. В

структуре этих частей выделяют дополнительные элементы, часто разные в разных группах. Наружный крыловидный мускул (m. pterygoideus externus) и поперечный мускул (m. transversus mandibulae) на части не подразделяются.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Челюстная мускулатура лаонастеса, *Laonastes aenigmatus*

Для лаонастеса, как и для большинства гистрикогнатных грызунов, характерно усиление и обособлением передней части медиальной порции массетера на фоне ослабления височного мускула (Рис. 1А–Е). Эти мускулы сохраняют связь друг с другом в задней части корня скуловой дуги.

Жевательный мускул (m. masseter). Все его порции хорошо различимы, но, как и у всех гистрикоморф, наиболее обособлена и разделена на две части только медиальная порция. Две другие – поверхностная и боковая, хотя и различаются наклоном волокон, плавно переходят одна в другую. Их разделение на переднюю и заднюю части выражено слабо.

Поверхностная порция (m. masseter superficialis, Ms) наиболее наклонна. Она начинается на широком плоском апоневрозе (aponeurosis superficialis – *as*), которой крепится вдоль переднего корня скуловой дуги, доходя почти до ее середины (Рис. 1А). Его передняя часть в месте крепления (в основании скулового отростка os maxillare) заметно утолщена. Дистально она становится плоской, загибается внутрь и образует сухожильную ленту, которая перекидывается на медиальную сторону челюсти. Поверхностная порция почти полностью накрывает снаружи боковую порцию (Mla), оставляя открытым небольшой участок ее задней части (Mlp) (Рис. 1А, 2А).

Поверхностная порция оканчивается на всем протяжении плоской вентральной поверхности углового отростка, а также частично – на наружном апоневрозе боковой порции aponeurosis lateralis (*al*). Наиболее передние волокна, которые начинаются на описанной выше ленте апоневроза as, перегибаются через вентральный край челюсти в основании углового отростка и оканчиваются на медиальной поверхности сочленовного отростка, что соответствует pars reflexa (Рис. 1Е). В связи с тем, что у лаонастеса очень короткие резцы, она проходит не снаружи, как у большинства гистрикогнат, а позади альвеолярного чехла резца. Кроме того, у лаонастеса есть pars anterior, представленная небольшим пучком волокон, которые начинаются от переднего края апоневроза, обслуживающего pars reflexa, и оканчиваются на внутренней поверхности челюсти под задним краем чехла резца.

Боковая порция (m. masseter lateralis) слабо дифференцирована и по сравнению с поверхостной порцией более вертикальна. Это – единый мускульный пласт, который начинается непосредственно от скуловой дуги и крепящегося на ней глубокого апоневроза – aponeurosis profunda (*ap*). Она простирается практически вдоль всей скуловой дуги: от середины горизонтальной ветви скулового отростка maxillare до задней поверхности костного выроста скулового отростка чешуйчатой кости (Рис. 1В). Эта порция представляет собой двуперистый мускул со стержневым апоневрозом *ap*, от которого и снаружи, и изнутри отходят мышечные волокна. Внутренние из них оканчиваются непосредственно на боковой поверхности углового отростка, наружные – на медиальной поверхности конечного апоневроза *al*, который крепится вдоль нижнего массетерного гребня. Впереди он вплотную подходит к конечному апоневрозу медиальной порции *ama*, но не срастается с ним, как это происходит у сциурогнатных грызунов. В целом боковая порция ориентирована более вертикально, чем поверхностная. По мере продвижения как назад, так и вглубь мускула наклон волокон незначительно меняется. И в том, и в другом направлении они становятся более пологими.

Разделить порцию на переднюю (Mla) и заднюю (Mlp) части можно лишь условно. Задняя часть, которая видна на поверхностном слое, более пологая и имеет более сложное строение, благодаря изгибу и дополнительному гребню ее начального апоневроза. Он крепится на выросте скуловой дуги (Рис. 1С, 2А) и является частью единого апонероза *ap*. Оканчивается она на вершине углового отростка: непосредственно на кости, а также на апоневрозе *al* и небольшом дополнительном апоневрозе – aponeurosis angularis (*aan*).

Медиальная порция (m. masseter medialis) полностью обособлена от других порций массетера и состоит из двух разобщенных частей. Передняя часть (Mma) наиболее вертикально ориентирована и, учитывая ее механически выгодное положе-

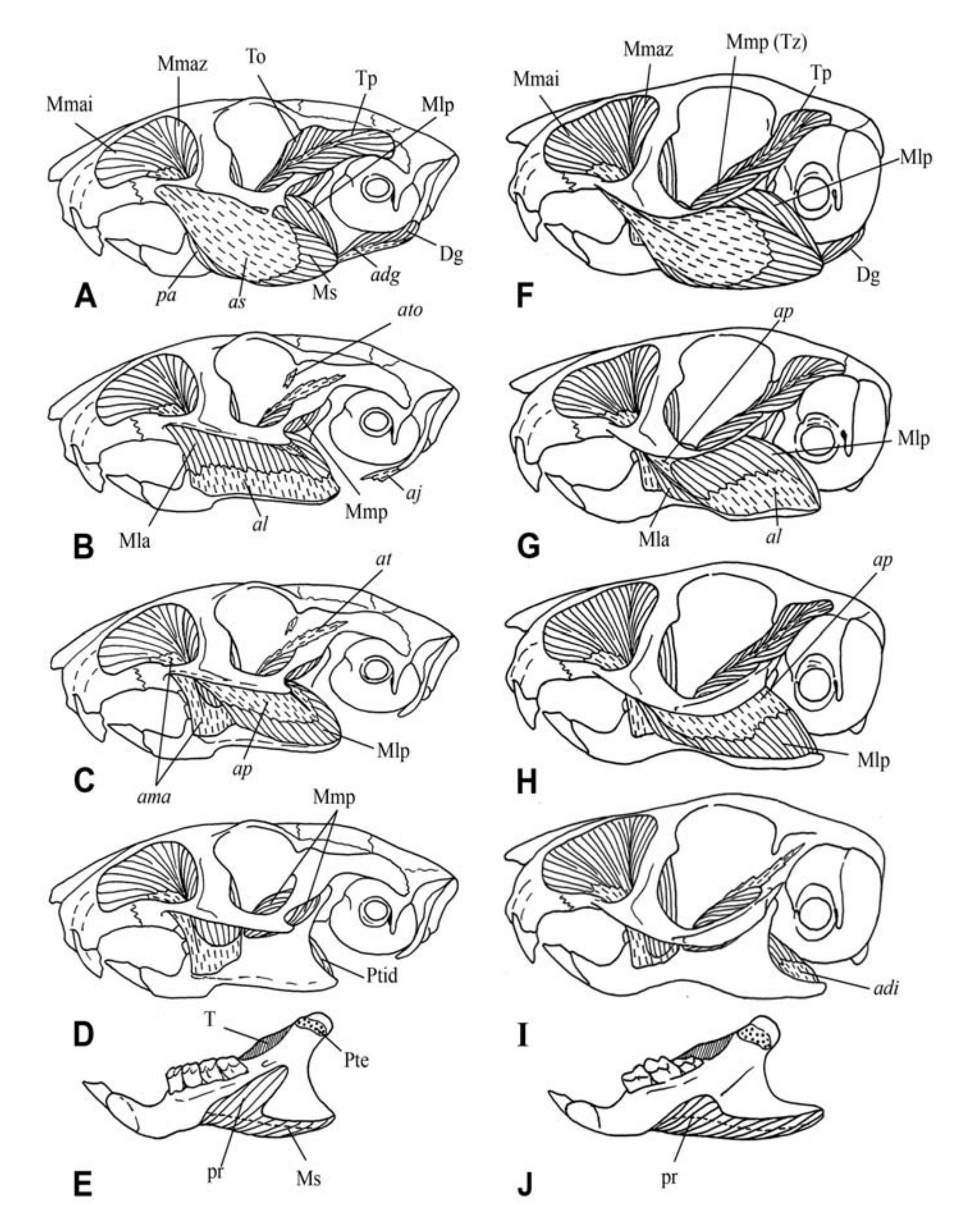


Рис. 1. Челюстная мускулатура *Laonastes aenigmamus* (A–E) и *Ctenodactylus gundi* (F–J). Последовательные стадии препарирования: A–D, F–I – вид сбоку; E, J – нижняя челюсть изнутри.

Fig. 1. The jaw musculature of *Laonastes aenigmamus* (A–E) and *Ctenodactylus gundi* (F–J). Successive stages of preparation: A–D, F–I – lateral view; E, J – medial view of the mandible.

Обозначения (*Designations*). **Апоневрозы (Aponeuroses)**: *adg* – aponeurosis (a.) digastricus; *adi* – aponeurosis dorsalis insertionis; *aj* – a. jugularis; *al* – a. lateralis; *ama* – a. medialis anterior; *ap* – a. profunda; *as* – a. superficialis; *asa* – a. superficialis anterior; *asp* – a. superficialis posterior; *at* – a. temporalis; *atc* – a. temporalis caudalis; *atp* – a. temporalis profunda; *ats* – a. temporalis superficialis; *ave* – a. ventralis externa; *avo* – a. ventralis originalis; *avp* – a. ventralis profunda; *avs* – a. ventralis superficialis. **Мышцы (Muscles)**: Dg – musculus (m.) digastricus, двубрюшный мускул; Mla – m. masseter lateralis anterior, передняя часть боковой порции жевательного мускула; Mlp – m. masseter lateralis posterior, ее задняя часть; Mma – m. masseter medialis anterior, передняя часть внутренней порции жевательного мускула и ее части: инфраорбитальная, pars infraorbitalis (Mmai) и скуловая, pars zygomaticus (Mmaz), Mmp – m. masseter medialis posterior, ее задняя часть; Ms – m. masseter superficialis, поверхностная порция жевательного мускула и ее части: pa – pars anterior, pr – pars reflexa; Pte – m. pterygoideus exnernus, наружный крыловидный мускул; Ptid – m. pterygoideus internus pars dorsalis, дорсальная часть внутреннего крыловидного мускула; To – m.temporalis orbitalis, глазничная часть височного мускула; Tp – m. temporalis profundus, его глубокая часть.

ние, является основным элементом, создающим вертикальные усилия при жевании. У лаонастеса даже эта часть имеет наклон вперед. Это – крупное мускульное перо (Рис. 1D) с конечным апоневрозом aponeurosis medialis anterior (*ama*) в роли стержня, на котором собираются волокна от боковой поверхности рострума, проходящие через подглазничное отверстие (инфраорбитальная головка, pars infraorbitalis – Mmai), и волокна от внутренней стенки восходящей ветви переднего корня скуловой дуги (скуловая головка, pars zygomaticus – Mmaz). Некоторые авторы всю эту порцию называют или m. zygomaticomandibularis, или m. maxillomandibularis; другие используют второе название для обозначения только скуловой части (Hautier and Saksiri 2009; Hautier 2010; Cox et al. 2013 и др.). Апоневроз *ama* представляет собой довольно широкую сухожильную пластинку, утолщенную в передней части, которая крепится на массетерном гребне от его вершины до уровня третьего моляра. Инфраорбитальная головка заходит далеко вперед, ее наиболее ростральные волокна довольно длинные и пологие. Они собираются на неширокой лопасти конечного апоневроза *ama*, которая проходит через подглазничное отверстие и подстилает инфраорбитальную головку снизу. Каудальные волокна этой головки более вертикальны и оканчиваются на внутренней стороне основной пластинки апоневроза *ama* и на боковой поверхности челюсти. Скуловая головка (Mmaz) практически вертикальна и оканчивается главным образом на наружной поверхности апоневроза *ama*.

Задняя часть медиального массетера (Mmp) полностью обособлена от передней и ориентирована довольно полого. Она начинается на внутренней поверхности скуловой дуги в промежутке между основанием скулового корня squamosum и его вентральным выростом. Веточка жевательного нерва делит эту мышцу на две единицы, которые незначительно отличаются наклоном (Рис. 2C). Задняя оканчивается на боковой поверхности челюсти в ямке, расположенной чуть ниже края восходящей ветви челюсти позади венечного выступа. Передняя проходит чуть более полого и оканчивается не только в передней части упомянутой выше венечной ямки, но и на переднем крае восходящей ветви челюсти и на конечном апоневрозе – aponeurosis temporalis (*at*) височного мускула (чему благоприятствует редукция венечного отростка). Начало этих волокон на дорсальную поверхность корня скуловой дуги не распространяется. Таким образом, окончание переднего элемента задней части медиального массетера и височного мускула у лаонастеса строго не разграничено, тогда как их начало разделено скуловой дугой: височный мускул начинается и проходит над ее задним корнем, а массетер – под ним. Исходя из этого, мы рассматриваем оба элемента как заднюю часть массетера, m. masseter medialis posterior[1], несмотря на то, что один из них частично оканчивается на апоневрозе височного мускула.

Височный мускул (m. temporalis) (Рис. 1A). У лаонастеса он небольшой и проходит почти горизонтально. Поверхностный слой не выражен. Мускул представлен двумя частями: основной глубокой (Tp) и орбитальной (To), мышечные волокна которых веерообразно сходятся на конечном апоневрозе *at*. Несмотря на редукцию венечного отростка, этот апоневроз хорошо развит и крепится вдоль переднего края венечного выступа восходящей ветви. Длинная, практически горизонтальная узкая лопасть этого апоневроза заходит далеко назад и собирает волокна основной части мускула из узкой и длинной височной ямки. Даже орбитальная часть мускула проходит наклонно относительно парасагиттальной и поперечной плоскостей. Она начинается на задней стенке глазницы непосредственно на кости и на небольшом начальном апоневрозе – aponeurosis temporalis orbitalis (*ato*), закрепленном на задней стенке глазницы, оканчивается на медиальной поверхности восходящей ветви челюсти. Те волокна, которые идут к переднему краю восходящей ветви и апоневрозу *at* от вентральной поверхности корня скуловой дуги, не отделимы от задней части медиального массетера и являются связующим звеном между m. masseter и m. temporalis.

[1]В статье Хотье и Саксири (Hautier and Saksiri 2009) описание элементов задней части внутренней порции массетера в тексте не соответствует их обозначениям на рисунке. Задний элемент описан как часть медиальной порции массетера, а на рисунке обозначен как часть височного мускула, и наоборот. Важно, что одну из единиц авторы относят к массетеру, а другую – к височному мускулу.

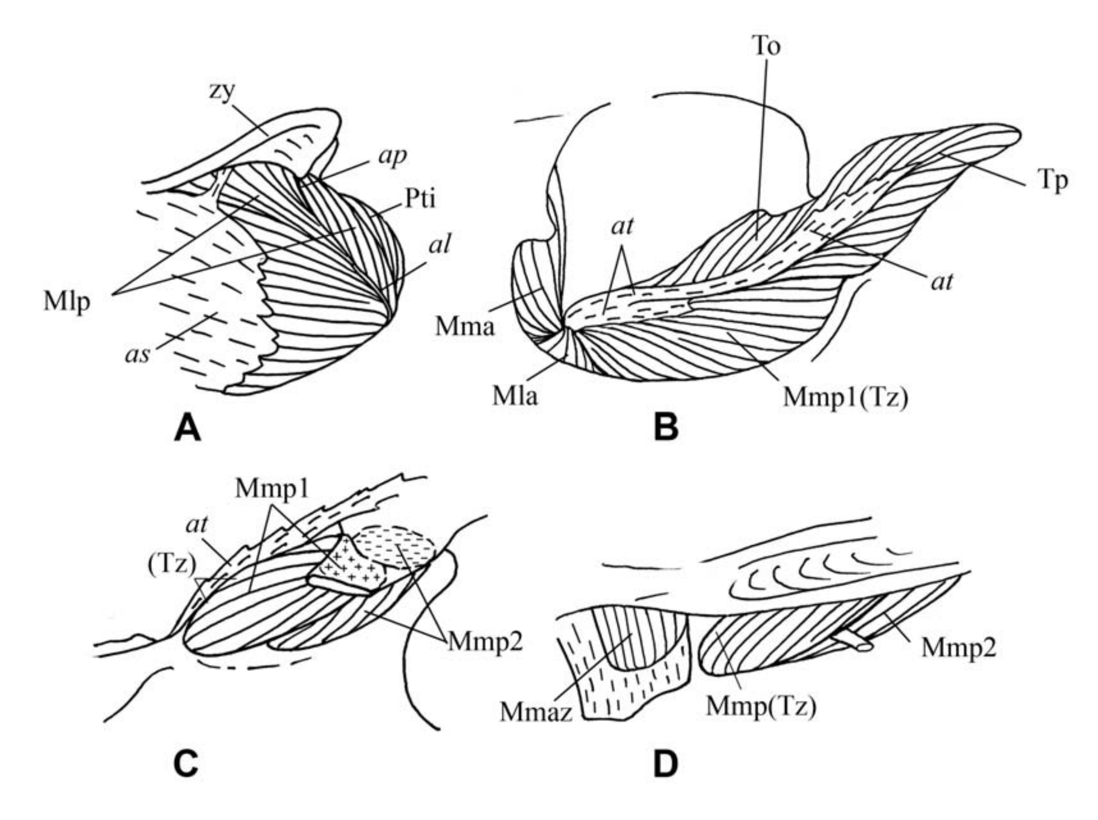


Рис. 2. Детали строения жевательного (A, B) и височного (C, D) мускулов у *Laonastes aenigmamus* (A, C) и *Ctenodactylus gundi* (B, D): A – вид сбоку и частично сзади и снизу; B – вид сверху, со стороны глазницы; C – вид сбоку, часть скуловой дуги удалена; D – вид вполоборота сбоку и снизу.

Fig. 2. Constructional details of the masseter (A, B) and temporal (C, D) muscles in *Laonastes aenigmamus* (A, C) и *Ctenodactylus gundi* (B, D): A – views from lateral and partially from caudal and ventral; B – dorsal view from the orbit; C – lateral view, part of zygoma has been removed; D – half-turned lateral and ventral views.

Обозначения (*Designations*). **Апоневрозы (Aponeuroses)**: *al* – aponeurosis (a.) lateralis; *ap* – a. profunda; *at* – a. temporalis; **Мышцы (Muscles)**: Mla – musculus (m.) masseter lateralis, передняя часть боковой порции жевательного мускула; Mlp – m. masseter lateralis, ее задняя часть; Mma – m. masseter medialis anterior, передняя часть внутренней порции жевательного мускула; Mmp – m. masseter medialis posterior, ее задняя часть: Mmp1 (Tz) – передняя головка задней части, волокна которой, идущие от апоневроза *at*, иногда рассматриваются как скуловая часть височного мускула (Tz – m. temporalis pars zygomaticus); Mmp2 – задняя головка задней части; Ms – m. masseter superficialis, поверхностная порция жевательного мускула.

Внутренний крыловидный мускул (m. pterygoideus internus) (Рис. 3A–C) у лаонастеса имеет сложную перистую структуру, элементы которой образуют характерную для грызунов последовательность разнонаправленных слоев. Детальная структура дифференциации мускула у лаонастеса специфична, хотя внешне больше похожа на таковую миоморфных грызунов. Мускул начинается непосредственно в крыловидной ямке и на обеих ее стенках (медиальной и латеральной) и оканчивается на медиальной поверхности углового отростка и его дорсальном крае. В структуре мускула можно выделить два наружных полупера, ориентированных наклонно по отношению к парасагиттальной плоскости: вентральное и дорсальное, которые охватывают снизу и сверху поперечно ориентированное двустороннее перо, мускульные волокна которого начинаются в крыловидной ямке, а оканчиваются на довольно широком и длинном конечном апоневрозе – aponeurosis ventralis profunda (*avp*, Рис. 3B).

Вентральное полуперо (pars ventralis superficialis, Ptiv*)* у лаонастеса короткое. Оно начинается у вершины крыловидной ямки на крыловидном отростке с помощью апоневроза – aponeurosis ventralis originalis (*avo*), идет наклонно (лате-

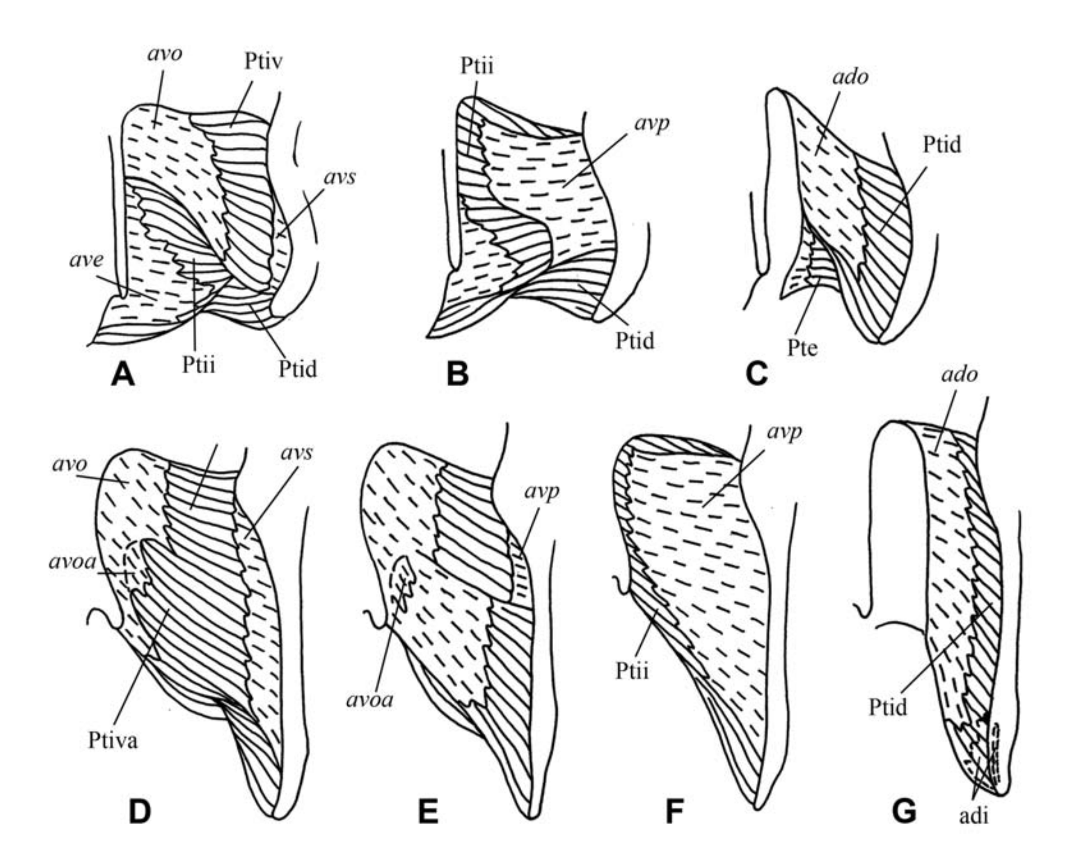


Рис. 3. Внутренний крыловидный мускул (m. pterygoideus internus) у *Laonastes aenigmamus* (A–C) и *Ctenodactylus gundi* (D–G). Вид снизу и частично изнутри. Последовательные стадии препарирования.

Fig. 3. The internal pterygoid muscle (m.pterygoideus internus) in *Laonastes aenigmamus* (A–C) and of *Ctenodactylus gundi* (D–G). Views from ventral and partially from medial. Successive stages of preparation.

Обозначения (*Designations*). **Апоневрозы (Aponeuroses)**: *adi* – aponeurosis (a.) dorsalis insertionis; *ado* – a. dorsalis originalis; *ave* – a. ventralis externa; *avo* – a. ventralis originalis; *avp* – a. ventralis profunda; *avs* – a. ventralis superficialis; **Мышцы (Muscles)**: Ptid – musculus (m.) pterygoideus internus pars dorsalis, дорсальная часть внутреннего крыловидного мускула, Ptii – m. pterygoideus internus pars ventralis intermedius, глубокая головка его вентральной части; Ptiv – m. pterygoideus internus pars ventralis superficialis, ее поверхностная головка.

ро-каудо-вентрально), заканчивается частично на апоневрозе *avp* и на вентральном крае и медиальной стенке углового отростка, к которым крепится как непосредственно, так и с помощью поверхностного апоневроза – aponeurosis ventralis superficialis (*avs*, Рис. 3A).

Центральное перо (pars ventralis intermedius, Ptii) со стержневым конечным апоневрозом *avp* образует глубокую часть вентральной порции внутреннего крыловидного мускула. Из всех частей этого мускула это перо наиболее поперечно ориентировано и тянется латеро-вентрально. Каудальные волокна этой части образуют довольно крупную дополнительную головку, которая располагается позади вентральной части (Рис. 3A). Она идет от апоневроза – aponeurosis ventralis externa (*ave*) и от задней части крыловидного отростка к вентральной поверхности апоневроза *avp*. На дорсальную поверхность этого апоневроза волокна приходят из крыловидной ямки (Рис. 3A, B).

Дорсальная часть мускула (pars dorsalis, Ptiid*)* начинается с помощью апоневроза – aponeurosis dorsalis originalis (*ado*) на латеральной стенке крыловидной ямки и тянется наклонно к верхней части медиальной ямки углового отростка, его дорсальному краю и небольшому конечному апоневрозу – aponeurosis dorsalis insertionis (*adi*, Рис. 3C).

Наружный крыловидный мускул (m. pterygoideus externus). У лаонастеса начинается немного впереди крыловидной ямки на латеральной поверхности верхнечелюстной кости и боковой крыловидной пластинки; крепится непосредственно на кости и начальном апоневрозе – aponeurosis pterygoideus externa (*ape*); тянется каудо-латеродорсально и заканчивается на медиальной поверхности шейки сочленовного отростка.

Двубрюшный мускул (m. digastricus) (Рис. 4C, D). Его строение у изученного нами экземпляра лаонастеса отличается от описания, приведенного в работе Хотье и Саксири (Hautier and Saksiri 2009). Мускул состоит из двух брюшек: переднего – m. digastricus anterior и заднего – m. digastricus posterior. Он начинается на яремном (парокципитальном) отростке и оканчивается на ветвях нижней челюсти позади симфиза. Передние брюшки соприкасаются друг с другом по центральной линии, что может быть связано с близким расположением ветвей челюсти.

Мускул снабжен тремя крупными апоневрозами: 1) начальным апоневрозом заднего брюшка – aponeurosis jugularis (*aj*), который отходит от яремного отростка, 2) конечным апоневрозом переднего брюшка – aponeurosis mentalis (*adm*), который крепится позади симфиза по внутреннему краю ветви челюсти и 3) центральным апоневрозом – aponeurosis digastricus (*adg*), который располагается на месте встречи заднего и переднего брюшек. Этот апоневроз покрывает сужающуюся часть мускула снизу и с боковых сторон, а снаружи даже выходит на его дорсальную сторону.

Волокна заднего брюшка, которые начинаются на яремном отростке непосредственно и на апоневрозе *aj*, оканчиваются на дорсальной поверхности центрального апоневроза *adg*. Они охватывают со всех сторон начальные волокна переднего брюшка, которые идут от этого же центрального апоневроза. Снаружи последние покрыты тоненьким сухожильным чехлом, оконтуривающим начало переднего брюшка (Рис. 4D). Характерная для сциуроморфного двубрюшного мускула поперечная сухожильная пластинка, которая разделяет переднее и заднее брюшки и связывает обе мышцы между собой и с гиоидом, у лаонастеса не развита. Связь каждого брюшка с basihyale осуществляется с помощью небольшого тяжа, идущего от загнутой части апоневроза *adg* (Рис. 4C).

Иными словами, двубрюшный мускул у лаонастеса не является типично сциуроморфным, хотя и обладает признаками последнего. Его строение можно рассматривать и как пример начальной стадии формирования сциуроморфного варианта (когда происходит строгое разделение брюшек и формирование сухожильной арки), и как пример перехода от сциуроморфного к гистрикоморфному варианту, сопровождающегося утратой этой арки.

Поперечный мускул (m. transversus mandibulae) у лаонастеса небольшой.

Челюстная мускулатура гунди, *Ctenodactylus gundi*

Уменьшение височного мускула и усиление передней части массетера у гунди выражены в большей степени, чем у лаонастеса, а дифференцировка массетера (за исключением медиальной порции), наоборот, – в меньшей. Поверхностная и боковая порции имеют почти одинаковый наклон и практически не разделены. Обе очень пологие и не подразделены на части.

Жевательный мускул (m. masseter) (Рис. 1F–J). *Поверхностная порция массетера* проходит почти горизонтально из-за значительного смещения назад вершины углового отростка и более рострального крепления начального апоневроза (Рис. 1F). Примыкающая к ней сзади видимая часть боковой порции имеет тот же наклон. Передняя часть апоневроза *as* двойная, утолщенная. Его плоская часть крепится к скуловой дуге вплоть до уровня середины глазницы.

Порция оканчивается на вентральной стороне длинного углового отростка. Pars reflexa и pars anterior как обособленные элементы не выражены. Лишь наиболее ростральные волокна незначительно выходят на вентральную поверхность челюсти (Рис. 1J). Они начинаются так же, как pars reflexa и pars anterior у лаонастеса, – на апоневротический ленте (правда, более короткой и тонкой) и переднем крае апоневроза *as* (но гораздо ниже).

Боковая порция пологая, лишь наиболее ростральные волокна имеют более вертикальный наклон (Рис. 1F, G). Дифференциация на переднюю и заднюю части не выражена. Эта порция представляет собой двустороннее мускульное перо, которое начинается непосредственно на ску-

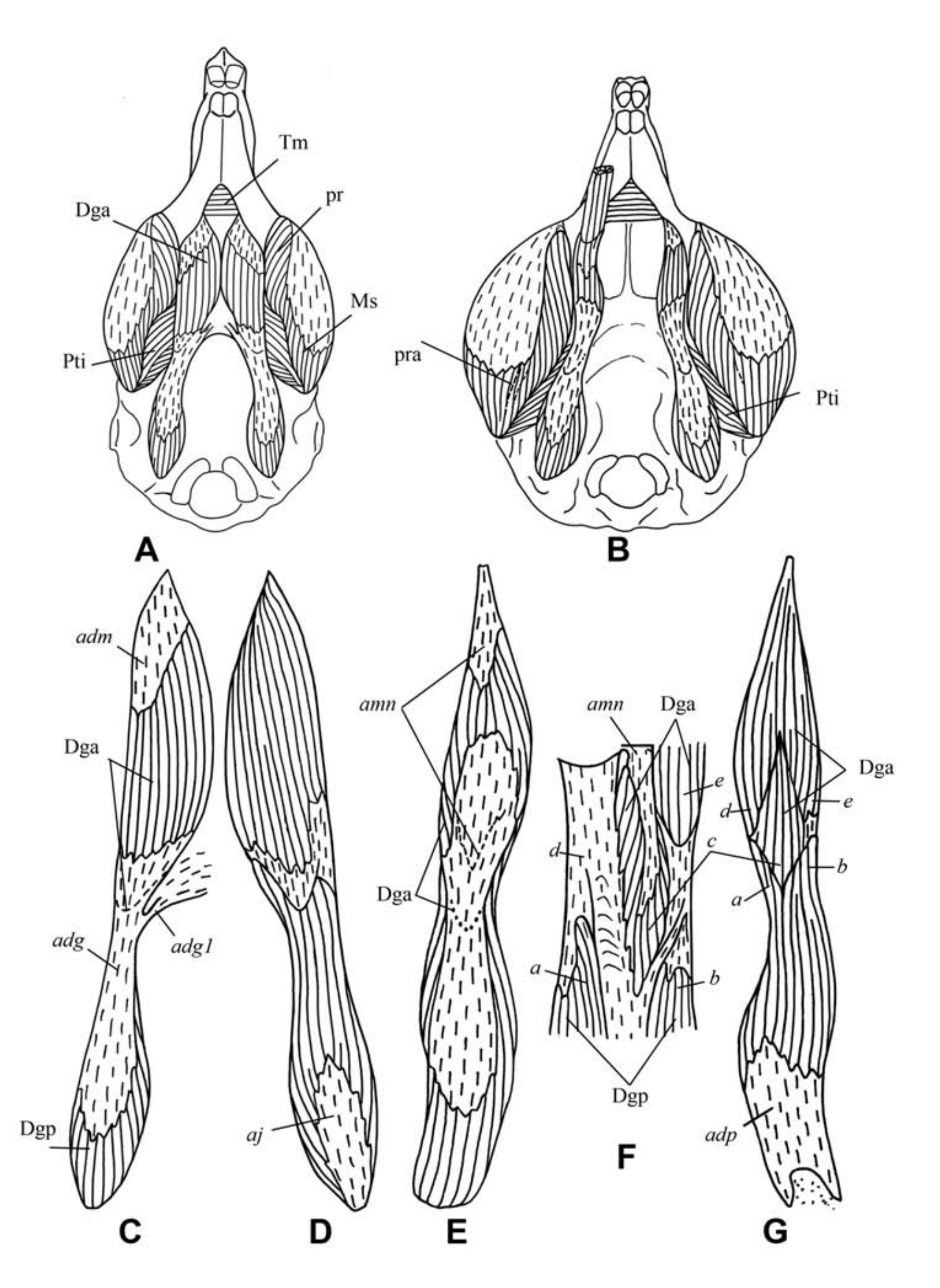


Рис. 4. Двубрюшный мускул (m. digastricus) у *Laonastes aenigmamus* (A, C, D) и *Ctenodactylus gundi* (B, E– G): A, B, C, E – вид с вентральной стороны; D, F, G – вид с дорсальной стороны; F – детали строения центрального апоневроза *adg*, часть мышечных волокон удалена; A, B – по: Hautier and Saksiri 2009, с изменениями.

Fig. 4. The digastric muscle (m. digastricus) in *Laonastes aenigmamus* (A, C, D) and *Ctenodactylus gundi* (B, E – G): A, B, C, E – ventral view; D, F, G – dorsal view; F – constructional details of the central aponeurosis *adg*, part of muscle fibers have been removed; A, B – after: Hautier and Saksiri 2009, with changes.

Обозначения (*Designations*). **Апоневрозы (Aponeuroses)**: *adg* – aponeurosis (a.) digastricus, *adg1* –сухожильная лента, соединяющая *adg* с фасцией гиоидного хряща (tendinous band, joining *adg* with fascia of the hyoid cartilage); *aj* – a. jugularis; *amn* – a. mentalis; **Мышцы (Muscles)**: Dga – musculus (m.) digastricus anterior, передняя часть двубрюшного мускула, Dgp – m. digastricus posterior, его задняя часть; Tm – m. transversus mandibulae; pra – processus angularis, угловой отросток; ***a, b, c, d, e*** – одинаковыми буквами обозначены одни и те же элементы (identical elements are denoted by similar letters).

ловой дуге и стержневом апоневрозе *ap* с уровня ее восходящей ветви до конца скуловой ямки и оканчивается мышечно и с помощью апоневроза *al* на угловом отростке челюсти.

Окончание порции смещено назад, что определяет ее более пологий наклон. Конечный апоневроз крепится только к массетерному гребню углового отростка и не имеет контакта с конечным апоневрозом *ama* медиальной порции. Возможно, из-за этого нижний латеральный массетерный гребень имеет разрыв. На этом участке оканчиваются более вертикальные ростральные волокна порции, идущие от апоневроза *ap* и непосредственно от медиальной поверхности скуловой дуги (в основании ее восходящей ветви и немного позади нее). Эти волокна заполняют промежуток между скуловой головкой передней части медиальной порции (Mmaz) и ее задней частью (Mmp) и видны со стороны глазницы (Рис. 2В). Возможно, именно этот контакт боковой порции с обеими частями внутренней порции послужил основанием для идентификации задней части этого комплекса как разросшейся передней части медиального массетера (Tullberg 1899).

Медиальная порция состоит из двух полностью разобщенных частей, промежуток между которыми заполнен передней частью боковой порции (Mla). Передняя часть (Mma) – более крупная и более вертикальная, чем у лаонастеса. Ее подглазничная и скуловая головки разделены щелью. Конечный апоневроз преобразован в широкое, округлое на срезе сухожилие. На вершине оно переходит в плоскую пластинку (более короткую и более вертикальную, чем у лаонастеса), которая проходит через подглазничное отверстие и собирает волокна от стенки рострума. Скуловая головка оканчивается на конечном сухожилии *ama* (снаружи и изнутри) и непосредственно на челюсти.

Задняя часть – крупная, разделена веточкой нерва на два одинаково ориентированных элемента. Направление волокон такое же, как у височного мускула. Строение этой части у гунди вполне типично для грызунов, если не считать того, что наиболее поверхностные (со стороны глазницы) волокна сзади немного заходят на дорсальную поверхность корня скуловой дуги, смыкаясь с волокнами височного мускула. Как и у лаонастеса (Рис. 2С), они соответствуют дорсальным волокнам переднего элемента. Оканчивается эта порция в ямке на боковой поверхности челюсти у края восходящей ветви, а дорсальные волокна – еще и на апоневрозе височного мускула *at*. Передний край этой ямки лежит на уровне практически полностью редуцированного венечного отростка. Возможно, именно связь этой части (Mmp) с апоневрозом *at* и отсутствие четкого ее разграничения с височным мускулом сзади позволили рассматривать ее как часть височного мускула (m. temporalis pars posterior – Hautier and Saksiri 2009; Hautier 2010).

Височный мускул (m. temporalis) (Рис. 2В) у гунди небольшой и проходит более вертикально, чем у лаонастеса, из-за значительного увеличения слуховой капсулы. Поверхностная порция (Ts) не выражена. Узкий и длинный конечный апоневроз мускула *at* виден снаружи. При таком наклоне мускула его основная часть (Tp) плавно, без видимых границ переходит в глазничную часть (To). Последняя снабжена собственным начальным апоневрозом и оканчивается на внутренней поверхности восходящей ветви и, частично, на апоневрозе *at*.

Внутренний крыловидный мускул (m. pterygoideus internus) (Рис. 3D–G) у гунди заметно отличается от такового у лаонастеса. Все его части, включая и вентральную, ориентированы более продольно и в меньшей степени противопоставлены друг другу. Наклон волокон меняется в направлении спереди назад: задние – более продольные, передние – более поперечные. Крепление к кости всех основных апоневрозов этого мускула (*avo, avs, avp, ado*) имеет значительную протяженность в передне-заднем направлении.

Вентральная часть мускула (Ptiv) заходит назад намного дальше, чем у лаонастеса; ее начальный апоневроз *avo* крепится на всем протяжении внутренней крыловидной пластинки. Сзади на ее вентральной поверхности образуется небольшая дополнительная мускульная головка (Ptiv1), наклоненная так же, как и основная часть. Волокна промежуточной вентральной части (Ptii) собираются из крыловидной ямки на конечном апоневрозе *avp,* который простирается вдоль всего углового отростка. Спереди они ориентированы наиболее поперечно, а сзади становятся пологими.

Дорсальная часть мускула (Ptid) у гунди – самая крупная. Начинается она на латеральной стенке крыловидной ямки на апоневрозе *ado*, оканчивается на большей части медиальной по-

верхности углового отростка и его дорсальном крае, снабжена конечным апоневрозом *adi* (Рис. 1J, 3G).

Наружный крыловидный мускул (m. pterygoideus externus) у гунди начинается на наружной стороне боковой стенки крыловидной ямки и тянется почти продольно к шейке сочленовного отростка, снабжен начальным и конечным апоневрозами.

Двубрюшный мускул (m. digastricus) (Рис. 4E–G) у гунди имеет типично гистрикоморфное строение. Передние брюшки отделены друг от друга, волокна переднего и заднего брюшек перемежаются друг с другом, центральный апоневроз не связан с фасцией гиоидного хряща.

Начальный апоневроз заднего брюшка *aj* – длинный и широкий. Он огибает вершину яремного отростка и лежит на дорсальной поверхности мускула. Оканчивается заднее брюшко на дорсальной поверхности центрального апоневроза, охватывая, как у лаонастеса, начало переднего брюшка. В результате задний (начальный) край последнего оказывается достаточно четко оконтурен, хотя строгой (линейной) границы между передним и задним брюшками нет. По сравнению с лаонастесом структура этого пограничного района у гунди сильно усложнена (Рис. 4F). Края центрального апоневроза *adg* загибаются наверх. Кроме того, образуются несколько встречных взаимопроникающих сухожильных тяжей, к которым снаружи крепятся волокна заднего брюшка, а по центру – «язычки» волокон переднего брюшка. Тем не менее окончания заднего и начало переднего брюшков оказываются разделены.

Очень длинный конечный апоневроз *amn* переднего брюшка доходит почти до начала брюшка (Рис. 4F). Волокна собираются на обе его стороны: на вентральную – от пластинки центрального апоневроза *adg*, на дорсальную – от его загнутых краев. Иными словами, спереди центральный апоневроз *adg* образует незамкнутую воронку, внутрь которой заходит длинный начальный апоневроз, собирающий волокна от ее внутренних стенок.

Поперечный мускул (m. transversus mandibulae) у гунди, как и у лаонастеса, небольшой.

Таким образом, челюстная мускулатура *C. gundi* отличается от таковой *L. aenigmatus* следующими особенностями: более вертикальным положением височного мускула; более крупной и более вертикально ориентированной передней частью медиального массетера; отсутствием четкого разграничения жевательного и височного мускулов в зоне их контакта; более слабой дифференциацией поверхностной и боковой порций массетера, занимающих более горизонтальное положение; отсутствием развитой pars reflexa; смещением боковой порции массетера назад и отсутствием ее связи спереди с внутренней порцией, а также ее частичным выходом на медиальную поверхность скуловой дуги; слабой дифференцировкой и продольной ориентацией крыловидного мускула; гистрикоморфным строением двубрюшного мускула.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнение *Ctenodactylus gundi* и *Laonastes aenigmatus* с грызунами в целом показывает, что план строения челюстного аппарата, включая и жевательную мускулатуру, у обеих форм соответствует таковому гистрикогнатных грызунов, хотя и обладает ярко выраженной спецификой и существенно различается у названных видов[2].

Несмотря на значительное разнообразие в деталях конструкции, челюстная мускулатура гистрикогнат обладает определенным единообразием плана строения, обусловленного развитием гистрикоморфии черепа на базе гистрикогнатии нижней челюсти (Parsons 1894; Tullberg 1899; Woods 1972; Woods and Howland 1979; Woods and Hermanson 1985; Cox and Jeffery 2011; Hautier et al. 2012). Для них вполне типична тенденция к ослаблению височного мускула на фоне обособления и укрупнения передней части медиального массетера и упрощения дифференцировки и пролонгации его наружных слоев. Такая же организация челюстной мускулатуры встречается и у сциурогнат, но только в отдельных группах и как результат высокой адаптивной специализации их челюстного аппарата. Например, сходная дифференцировка челюстных мышц (причем больше похожая на таковую лаонастеса, нежели гунди), отмечена только в одном (Allactaginae)

[2]Речь идет о структурном сходстве, хотя в данном случае оно может быть филогенетическим, учитывая монофилию упомянутых таксонов на уровне Ctenohystrica, подтвержденную молекулярно-генетически.

из шести подсемейств тушканчиковых (Потапова [Potapova] 1979, 2000; Гамбарян и др. [Gambaryan et al.] 1980; неопубликованные данные).

Морфофункциональные характеристики челюстной мускулатуры во многом зависят от конструктивных особенностей челюсти. По формальному признаку челюсть лаонастеса и гунди относят к сциурогнатному типу, хотя в целом ее строение соответствует тенденциям развития гистрикогнатного типа.

Взгляд на проблему сциуро- и гистрикогнатии, отличный от изложенного в недавних публикациях (Hautier and Saksiri 2009; Hautier 2010), который частично отражен в работах Потаповой [Potapova] (2014, 2015), будет подробно рассмотрен в специальной статье. Здесь следует подчеркнуть, что эти понятия были предложены для обозначения челюстей с разным планом строения, который определяется совокупностью характеристик (размерами и соотношением коренных зубов и резцов, развитием специфически расположенных массетерных гребней, деталями строения восходящей ветви челюсти) и не сводится к формальному критерию их идентификации – положению углового отростка относительно плоскости, в которой располагается резец. Его отклонение наружу далеко не всегда точно идентифицируется даже в рамках подотряда Hystricognati. Следует напомнить и то, что типологическое описание основано лишь на структурном сходстве, которое может быть обусловлено как общностью происхождения, так и композиционными связями элементов конструкции. Филогенетическая составляющая типологического сходства в каждом конкретном случае требует специального рассмотрения.

Высказывалось предположение, что латеральный сдвиг углового отростка связан с развитием pars reflexa (Woods 1972). То, что строгая корреляция между наличием этой части массетера и типом челюсти отсутствует, показано уже давно (см., например, Воронцов 1982). Pars reflexa встречается не только у гистрикогнатных, но и у настоящих сциурогнатных грызунов. Например, она типична для хомяков Нового света (Sigmodontinae) и для *Calomyscus* Thomas, 1905, выделенного в отдельное семейство, но практически не развита у палеарктических хомяков (Cricetinae Fischer, 1817) при сходном строении челюсти в этих группах. Наличие или отсутствие pars reflexa в принципе определяется наклоном поверхностной порции, взаиморасположением углового отростка и крыловидной ямки и размерами дорсальной части крыловидного мускула.

Несмотря на нечеткое проявление формального признака гистрикогнатии[3], по другим параметрам (характеру расположения резцов относительно коренных, строению сочленовного отростка, наличию латерального гребня, расположению плоскости углового отростка и его вентрального края практически параллельно парасагиттальной плоскости, отсутствию характерного для сциурогнат изгиба его плоскости внутрь и др.), строение челюсти у обоих рассмотренных видов соответствует тенденциям развития гистрикоморфного, но никак не сциуроморфного типа. В этой связи позиция Дженкинс с соавторами (Jenkins et al. 2005), на мой взгляд, в большей степени отражает сущность конструкции, нежели формальная точка зрения Доусон с соавторами. (Dawson et al. 2006).

Строение челюстного аппарата у *C. gundi* соответствует особому, высоко специлизированному варианту характерного для Ctenohystrica (Huchon et al., 2007) плана его строения. У *L. aenigmatus* строение челюстного аппарата можно оценить как пример генерализованного, базового для этой клады варианта. В его конструкции сочетаются особенности, характерные не только для гистрикогнатных, но и для сциурогнатных грызунов, что могло быть присуще и предкам Ctenohystrica. Считается, что у лаонастеса черты, характерные для сциурогнатных грызунов, проявляются в строении нижней челюсти, крыловидной ямки, двубрюшного и крыловидного мускулов. Однако все эти особенности у данного вида имеют специфическое (не вполне типичное) проявление и могут рассматриваться как «переходная» стадия от одного типа к другому (в обоих направлениях) (см. раздел «Челюстная мускулатура *Laonastes aenigmatus*»).

Специфика челюстного аппарата обоих рассмотренных таксонов в рамках клады Ctenohys-

[3]На рис. 1 в работе Хотье и Саксири (Hautier and Saksiri 2009) видно, что даже по формальному признаку – латеральному сдвигу основания углового отростка относительно плокости, в которой лежит резец – челюсть, изображенная как сциурогнатная, должна быть отнесена к гистрикогнатному типу.

trica во многом обусловлена слабым развитием резцов и практически полной редукцией венечного отростка. Первое «смазывает» проявление формального критерия гистрикогнатии, но не меняет плана строения челюстного аппарата. Второе видоизменяет отношения жевательного и височного мускулов в зоне их контакта и затрудняет идентификацию элементов их внутренней структуры. У лаонастеса массетер и височный мускул хорошо различимы, хотя из-за редукции венечного отростка они полностью не разделены. У гунди ситуация усугубляется низким положением центральной части скуловой дуги, в связи с чем граница между мускулами стирается.

Жевание у обоих видов осуществляется путем перетирания (преимущественно в продольном и отчасти в поперечном направлениях). Этот способ обработки пищи требует дифференцировки мышечной массы на вертикальную и горизонтальную составляющие. У рассмотренных видов она проявляется по-разному. У гунди горизонтальный компонент создают главным образом наружная часть массетера (его поверхностная (Ms) и боковая (Ml) порции), задняя часть медиальной порции (Mmp) и крыловидный мускул (Pti), а вертикальный компонент – вся медиальная порция массетера (Mma) и частично височный мускул (Tp), несмотря на его редукцию. У лаонастеса горизонтальный компонент создают височный мускул (Tp), дорсальная часть крыловидного мускула (Ptid), поверхностная порция жевательного мускула (Ms), задняя часть медиальной порции (Mmp) и даже инфраорбитальная головка его внутренней порции (Mmai); а вертикальный компонент – скуловая головка медиальной порции массетера (Mmaz), передняя часть его боковой порции (Mla), а также внутренняя (Ptii) и наружная (Ptiv) части вентральной порции крыловидного мускула.

Иными словами, дифференциация челюстной мускулатуры на вертикальную и горизонтальную составляющие у этих видов осуществляется поразному: у гунди – за счет изменения наклона целых мускулов, а у лаонастеса – за счет отдельных частей каждого из них, поэтому у гунди она связана с упрощением внутренней структуры массетера и крыловидного мускула, а у лаонастеса, наоборот, – с ее усложнением (хотя и не столь значительным, каким, например, оно бывает у высокоспециализированных сциурогнат).

Можно с уверенностью предположить, что в эволюции современных Ctenodactylidae морфофункциональные преобразования челюстного аппарата были связаны не только с пищевой специализацией, но и с адаптациями акустической и зрительной систем (которые очень важны для обитателей открытых пространств). Первая сопровождалась значительным увеличением слуховой капсулы. Это уменьшало пространство для височного мускула и приводило к его более вертикальному положению. Вторая адаптация связана с увеличением размеров глазницы за счет некоторого опускания вентральной части скуловой дуги. При одновременном удлинении углового отростка это приводило к более горизонтальному положению поверхностной и боковой порций массетера, а все вместе способствовало необходимой (выгодной) дифференциации мышц на вертикальную и горизонтальную составляющие. В отношении челюстного аппарата все адаптации действовали как синергисты, повышая его эффективность. Для ответа на вопрос, когда и как в эволюции Ctenodactylidae происходили эти изменения, необходим тщательный анализ ископаемого материала.

В отличие от Ctenodactylidae адаптивные изменения челюстного аппарата в семействе Diatomyidae (при становлении рода *Laonastes*) не были значительными, касались в основном зубной системы и существенно не затронули его костно-мышечную основу.

Не удивительно, что *Laonastes*, сохранивший наиболее архаичные черты строения челюстного аппарата, имеет большее сходство с генерализованными гистрикогнатами, нежели с гунди. Со своей стороны *Ctenodactylus*, несмотря на выраженную специфику конструкции данного узла, демонстрирует параллельное сходство с некоторыми продвинутыми представителями Hystricognathi.

В заключение несколько слов о родственных связях *Laonastes* и *Ctenodactylus*. Результаты проведенного исследования достаточно убедительно указывают на филогенетическую близость обеих форм к гистрикогнатному стволу грызунов, что согласуется с представлениями о монофилии клады Ctenohystrica. Что касается взаимоотношений семейств Ctenodactylidae и Diatomyidae, то полученные данные не предоставляют надежных подтверждений их сестринской связи друг с

другом относительно других гистрикогнат, хотя и не опровергают эту точку зрения. Как показано выше, челюстной аппарат у современных представителей этих семейств развивался в разных направлениях и обладает разным уровнем морфофункциональной специализации, что влияет на структуру морфологического сходства.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает глубокую благодарность сотрудникам ЗИН РАН и прежде всего А.В. Абрамову, П.П. Гамбаряну и О.В. Жеребцовой за предоставление материала. Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 13-04-00525).

ЛИТЕРАТУРА

Ball S.S. and Roth V.L. 1995. Jaw muscles of new-world squirrels. *Journal of Morphology,* 224: 265–291.

Blanga-Kanfi S., Miranda H., Penn O., Pupko T., DeBry R.W. and Huchon D. 2009. Rodent phylogeny revised: analysis of six nuclear genes from all major rodent clades. *BMC Evolutionary Biology*, **9**: 71. doi:10.1186/1471–2148–9–71

Churakov G., Sadasivuni M.K., Rosenbloom K.R., Huchon D., Brosius J. and Schmitz J. 2010. Rodent evolution: back to the root. *Molecular Biology and Evolution,* **27**(6): 1315–1326.

Cox P.G. and Jeffery N. 2011. Reviewing the morphology of the jaw-closing musculature in squirrels, rats and guinea pigs with contrast-enhanced microCT. *The Anatomical Record,* **294**: 915–928.

Cox P.G., Kirkhham J. and Herrel A. 2013. Masticatory biomechanics of the Laotian rock rat, *Laonastes aenigmamus,* and the function of the zygomaticomandibularis muscle. *PeerJ*, 1:e160; DOI 10.7717/peerj.160.

Dawson M.R., Marivaux L., Li Ch., Beard K.Ch. and Métais G. 2006. *Laonastes* and the "Lazarus effect" in recent mammals. *Science*, **311**: 1456–1458.

Gambaryan P.P., Potapova E.G. and Fokin I.M. 1980. Morphofunctional analysis of the myology of the jerboa head. *Proceedings of the Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR,* **91**: 3–51. [In Russian].

Gambaryan P.P., Zherebtsova O.V. and Perepelova A.A. 2013. Comparative analysis of forelimb musculature in *Laonastes aenigmamus* (Rodentia: Diatomyidae). *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*, **317**(3): 226–245.

Gambaryan P.P. and Zherebtsova O.V. 2014. Short muscles of the hand and foot in *Laonastes aenigmamus* (Rodentia: Diatomyidae) and other rock-dwellers. *Russian Journal of Theriology,* **13**(2): 83–95.

Hautier L. 2010. Masticatory muscle architecture in the gundi *Ctenodactylus vali* (Mammalia, Rodentia). *Mammalia*, **74**: 153–162.

Hautier L., Lebrun R., Saksiri S., Michaux J., Vianey-Liaud M. and Marivaux L. 2011. Hystricognathy vs sciurognathy in the rodent jaw: a new morphometric assessment of hystricognathy applied to the living fossil *Laonastes* (Diatomyidae). *PloS ONE*, **6**(4): e 18698. doi:10.1371/journal.pone.0018698.

Hautier L., Lebrun R. and Cox P. G. 2012. Patterns of covariation in the masticatory apparatus of Hystricognathous rodents: implications for evolution and diversification. *Journal of Morphology*, **273**: 1319–1337.

Hautier L.and Saksiri S. 2009. Masticatory muscle architecture in the Laotian rock rat *Laonastes aenigmamus* (Mammalia, Rodentia): new insights into the evolution of hystricognathy. *Journal of Anatomy*, **215**: 401–410.

Herrel A., Cornette R., Farbe A.-C., Souter T., Adriaens D., van Hoorebeke L. and Hugot J.-P. 2011. The masticatory system in *Laonastes aenigmamus:* function and development. Abstracts of papers. VI European Congress of Mammalogy (July 19–23, 2011), Paris: 63.

Herrel A., Farbe A.-C., Hugot J.-P.; Keovichit K., Adriaens D., Brabant L., van Hoorebeke L. and Cornette R. 2012. Ontogeny of the cranial system in *Laonastes aenigmamus*. *Journal of Anatomy*, **221**: 128–137.

Howell A.B. 1926. Anatomy of the wood rat. The Williams and Wilkins, Baltimore, 230 p.

Howell A.B. 1932. The saltatorial rodent *Dipodomys*: the functional and comparative anatomy of its muscular and osseus systems. *Proceedings of the American Academy of Arts Sciences,* **67**(10): 377–536.

Huchon D., Chevret P., Jordan U., Kilpatrick C.W., Ranwez V., Jenkins P.D., Brosius J. and Schmitz J. 2007. Multiple molecular evidences for a living mammalian fossil. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **104**: 7495–7499.

Jenkins P.D., Kilpatrick C.W., Robinson M.F. and Timmins R.J. 2005. Morphological and molecular investigations of a new family, genus and species of rodent (Mammalia: Rodentia: Hystricognatha) from Lao PDR. *Systematics Biodiversity*, **2**(4): 419–454.

Klingener D.J. 1964. The comparative myology of four dipodoid rodents (genus *Zapus*, *Napeozapus*, *Sicista* and *Jaculus*). *Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan*, **124**: 1–100.

Landry S.O. 1957. The interrelationships of the New and Old World hystricomorph rodents. *University of California Publications in Zoology*, **56**: 1–118.

Landry S.O. 1999. A proposal for a new classification and nomenclature of the glires. *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin – Zoologische Reihe*, **75**: 283–316.

Offermans M. and de Vree F. 1989. Morphology of the masticatory apparatus in the springhare, *Pedetes capensis*. *Journal of Mammalogy*, **70**(4): 701–711.

Parsons F.G. 1894. On the myology of the sciuromorphine and hystricomorphine rodents. *Proceedings of the Zoological Society, London*, **18**: 251–297.

Pavlinov I.Ja., Dubrovskiy Yu.A., Rossolimo O.L. and Potapova E.G. 1990. Gerbils of the World. Nauka, Moscow, 368 p. [In Russian].

Potapova E.G. 1979. Parallel evolution of jaw musculature in saltatory rodents. In: Studies in evolution (parallelism and divergence). *Proceedings of the Institute of Biology and Pedology of the Academy of Sciences of the USSR. New series*, **52**(155): 73–90. [In Russian].

Potapova E.G. 1993. Skull and jaw apparatus. In: Muskrat. Morphology, systematic, ecology. Nauka, Moscow: 96–112. [In Russian].

Potapova E.G. 2000. Pathways of transforming mandible morphology in Dipodoidea (Rodentia) and the role of various adaptations in their specific features. *Zoologicheskiy zhurnal*, **79**: 445–1456. [In Russian with English summary].

Potapova E.G. 2011. On phylogenetic relationships of the genus *Laonastes* based on studies of the middle ear morphology. Abstracts of papers. VI European Congress of Mammalogy (July 19–23, 2011), Paris: 64.

Potapova E.G. 2014. Zygomasseteris conctruction in rodents (typological, adaptive and taxonomic aspects). *Zoologicheskiy zhurnal*, **76**(12): 1399–1410. [In Russian with English summary].

Potapova E.G. 2015. Structural and phylogenetical aspects of low jaw typologization. In: Current problem of paleontology. Materials of the LXI session of the Paleontological society of the Russian Academy of Sciences (April 13–17, 2015, Saint Petersburg). Saint Petersburg: 166–167. [In Russian].

Reppening Ch.A. 1968. Musculature and origin of the subfamily Arvicolonae (Rodentia). *Acta Zoologica Cracoviensia*, **13**(3): 29–72.

Rinker G.C. 1954. The comparative myology of the mammalian genera *Sigmodon*, *Oryzomys*, *Neotoma*, and *Peromyscus* (Cricetinae), with remarks of their intergeneric relationships. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan*, **83**: 1–124.

Rinker G.C. and Hooper E.T. 1950. Notes on the cranial musculature of two subgenera of Reithrodontomys (harvest mice). *Miscellaneous Publications Museum of Zoology*, *University of Michigan*, **528**: 1–11.

Rossolimo O.L., Potapova E.G., Pavlinov I.Ja., Kruscop S.V. and Voltzit O.V. 2001. Dormice (Myoxidae) of the World. Moscow University Publisher, Moscow, 229 p. [In Russian].

Scopin A.E., Saveliev A.P., Suntsova N.A., Gnophanxay S., Tikhonov A.N. and Abramov A.V. 2011. Digestive system of the Laotian rock rat *Laonastes aenigmamus* (Rodentia: Diatomyidae) from the evolutionary viewpoint. *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*, **315**(1): 3–18.

Sivaram S. and Sharma D. 1965. The hyoid complex of the palm squirrel. *Funanbulus Anatomical Record, Philadelphia*, **151**: 221–230.

Sivaram S. and Sharma D. 1970. The hyoid complex of the porcupine, *Hystrix leucura* Sykes, 1831. *Saugetierkunde Mitteilung*, **18**(1): 52–61.

Thorington R.W. and Darrow K. 1996. Jaw musculature of Old World squirrels. *Journal of Morphology*, **230**: 145–165.

Tullberg T. 1899. Uber das System der Nagethiere, eine phylogenetische Studie. *Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis, Upsala. Series 3*, **18**: 1–514.

Vorontsov N.N. 1982. The lower hamsters (Cricetidae) of the world fauna. Part 1. Morphology and ecology. In: Fauna of the USSR. Mammals. Vol. 3(6). Nauka, Leningrad, 452 p. [In Russian].

Woods C.A. 1972. Comparative myology of jaw, hyoid and pectoral appendicular regions of New and Old World hystricomorph rodents. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **147**: 115–198.

Woods C.A. and Howland E.B. 1979. Adaptative radiation of capromyid rodents: anatomy of the masticatory apparatus. *Journal of Mammalogy*, **60**: 95–115.

Woods C.A. and Hermanson J.W. 1985. Myology of hystricognath rodents: an analysis of form, function and phylogeny. In: W.P. Luckett and J-L. Hartenberger (Eds.). Evolutionary relationships among rodents: a multidisciplinary analysis. Plenum Press, New York and London: 515–548.

Zherebtsova O.V. 2012. The auricle muscles of the relict rodent *Laonastes aenigmamus* (Rodentia: Diatomyidae). *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*, **316**(3): 273–281.

Zherebtsova O.V. and Davydova A.N. 2011. Characteristics of a skin and subcutaneous musculature of *Laonastes aenigmamus*. In: Theriofauna of Russia and adjacent territories. Materials of IX congress of the Theriological society of RAS. KMK, Moscow: 162. [In Russian].

Zherebtsova O., Gambaryan P. and Davydova A. 2011. Facial musculature and skin in *Laonastes aenigmamus*: new traits to the portrait of the relict form. Abstracts of papers. VI European Congress of Mammalogy (July 19–23, 2011), Paris: 65.

Yachontov E.L. and Potapova E.G. 1993. Status of dormice Gliroidea in rodents system. In: Problems of systematics, faunology and paleontology of small mammals. *Proceedings of the Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR*, **243**: 127–147. [In Russian].

Представлена 12 июня 2015; принята 31 августа 2015.